云 南 植 物 研 究　　ACTA BOTANICA YUNNANICA
2卷，4期，1980年11月，382—389页　　Vol.2, No,4, November, 1980, p.382—389

西藏蕨类植物区系的特点及其与喜马拉雅隆升的关系*

秦 仁 昌　　　武 素 功

（中国科学院植物研究所）　（中国科学院昆明植物研究所）

一、引　言

长期以来，人们对西藏的的蕨类植物区系所知甚少。1949年以前，除东南部和拉萨河谷的蕨类，有过一些零星的报道外（秦仁昌1931—1938），大部分地区属于空白。解放后，特别是1966年之后，我国植物学工作者在西藏的历次考察中均采了不少蕨类标本。1976年起，我们着手编写《西藏植物志》中的蕨类部分，鉴定和研究了历年所采的大量标本，其结果出乎意料地表明，西藏有一个非常丰富的蕨类植物区系。现知有44个科、113属、470余种，约为我国蕨类植物总数的1/5，其丰富程度超过了我国除云南、四川、贵州、广东外的大部分省区，并可与邻近的一些国家相比，如下表所示：

表1　西藏蕨类植物种数与邻近地区的比较

Table 1. Comparison of Pteridophyte Flora in Xizang and the neighbouring regings

地　区 Countries	西　藏 Xizang	印　度 India	尼泊尔 Nepal	缅　甸 Burma	日　本 Japan
种　数 Total No. of species	470	[illegible]	460	460	500
材料来源 Date from	Ching & Wu 1980	S. S. Bir 1973	H. Hara 1978	Dickason 1946	Nishida 1974

本文试图根据现有资料，对西藏蕨类植物区系的特征及其与喜马拉雅隆起的关系作一初步分析。这里必须指出，前人对蕨类植物地理的研究较少，而蕨类的迁移散布方式也不同于大部分的种子植物。蕨类的孢子是很小而轻的，可以被风带到很远的距离，宽100英里的水体，对大部分种子植物来说，简直是难以踰越的障碍，而对蕨类来说根本就不算什么困难。绝大部分蕨类的孢子，生活力是很强的，有些在保存几年之后仍能萌发，所以生活力也不能成为蕨类植物迁移的重大障碍。因此，蕨类植物的地理分布有一些与种子植物地理分布不同的特点。

我们对西藏蕨类植物区系的研究还是初步的，有许多问题尚待今后进行深入的探讨。

---

* 本文英文本曾在1980年5月召开的青藏高原科学讨论会上宣读。

二、西藏蕨类植物的水平分布和垂直分布

蕨类植物在西藏的水平分布，同世界其他地区比较是相当不足道的，它几乎局限在一条狭长的地带内，包括西藏的东南部和喜马拉雅山脉的南坡。喜马拉雅山以北，岗底斯山、念青唐古拉山以南的河谷地区，只有少数小的、耐干旱的种类散生在石缝中，此线以北，广漠的高原内部几乎没有蕨类植物。这种分布格局同这一地区森林分布的格局是相一致的。其原因，一方面是森林的分布即反映了蕨类植物喜热、喜湿的自然条件，另一方面森林本身也创造了许多适于蕨类植物生长的小环境。

西藏蕨类植物的垂直分布是非常明显的，例如在喜马拉雅山的南坡，可以分成5个明显的垂直带谱。

1.（800—）1000—1200米以下　本带与植被带中的雨林、季雨林带相当，现知有蕨类植物50种，占西藏蕨类植物总数的10.4%，其中主要是一些分布于热带的属种，如桫椤属（Alsophila）、藤蕨属(Lomagramma)、三叉蕨属(Tectaria)、实蕨属(Bolbitis)以及金毛狗（Cibotium barometz）等等，局部地段可以成为林下的优势成分。

2.1200—2600米　本带大体上与植被带中的常绿阔叶林带相当，计有蕨类植物209种，占总数的47%左右，是蕨类植物最丰富的一带，其中有代表性的是观音座莲属（Angiopteris）、鸟巢蕨属（Neottopteris）以及膜蕨科（Hymenophyllaceae）、水龙骨科（Polypodiaceae）众多的附生属种。

3.2600—3000（-3200）米　这一带蕨类植物不多，约有42种，占总种数的9%左右，相应的植被带是针阔混交林和铁杉林，是系从亚热带向温带过渡，蕨类比较单纯，树附生种类已大大减少，而且膜蕨科的种类显著增多。陆生种类中以瘤足蕨属（Plagiogyria）、柄盖蕨属（Peranema）占优势，往往在林下组成局部的单优势群落。

4.3000—4200米　本带相当于温带亚高山暗针叶林带，有蕨类植物121种，占总种数的20%左右，主要优势成分是蹄盖蕨属（Athyrium)、鳞毛蕨属（Dryopteris)、耳蕨属（Polystichum）等一些北温带广布的大属，但其种类大部分是喜马拉雅地区或西藏特有的。

5.4200—5600米　相当于寒温带的高山灌丛草甸带，约有蕨类植物24种，占总种数的5%左右。占优势的是耳蕨属的高山耳蕨组（Sect. Micropolystichum）、鳞毛蕨属的高山鳞毛蕨群（group Dryopteris babigera），以及玉龙蕨属（Sorolopidium）、冷蕨属（Cystopteris）等。这一带蕨类植物不多，但有一些共同的特点，如深藏的地下芽，强烈的密丛状分蘖的生长习性，鳞片较多，有宿存的枯死的叶柄、地下部分特别发达等等。这些特点均是对高山严峻生境长期适应的结果。

最后还要提到一类耐干旱的蕨类植物，它们分布于雅鲁藏布江、年楚河的河谷中，喜生于含有钙质的墙缝或灰岩基质上。代表性的种类是旱蕨属（Pellaea）、粉背蕨属（Aleuritopteris）的一些种，其分布可以跨越较宽的垂直带，如粉背蕨属的一些种，可以从海拔2600米，一直分布到4600米。

三、西藏蕨类植物区系的地理成分分析

西藏蕨类植物中含有20种以上的科，按顺序为鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)103种，水龙骨科（Polypodiaceae）69种，蹄盖蕨科（Athyriaceae）58种，中国蕨科（Sinopteridaceae）25种，金星蕨科（Thelypteridaceae）23种，这5个科的种类占西藏蕨类植物总数的58%以上。其中鳞毛蕨科、蹄盖蕨科主要分布旧大陆的温带及热带、亚热带山地，水龙骨科分布于世界各地，但以热带美洲及亚洲东南部为两大分布中心，其中有些属显然发源于喜马拉雅和邻近的川、滇边境（秦仁昌1979）。中国蕨科在同型孢子蕨类植物的系统发育史上是代表了较古老的一群，它星散分布于大洋洲以外的各洲，其所属的中国蕨属（Sinopteris）和粉背蕨属（Aleuritopteris）也是以我国的西南为山区分布中心的。

西藏蕨类植物的113属，根据其分布情况可以分成11个分布型：

世界广布……………………………………………………………………9
泛热带分布…………………………………………………………………21
旧大陆热带分布……………………………………………………………16
亚洲热带，亚热带分布……………………………………………………22
亚洲和美洲热带、亚热带分布……………………………………………4
亚、美、非洲热带、亚热带分布…………………………………………7
世界温带分布………………………………………………………………6
北温带分布…………………………………………………………………9
东亚—北美分布……………………………………………………………1
中国—喜马拉雅分布………………………………………………………12
中国—日本分布……………………………………………………………6

从上表可以看出，西藏蕨类植物的113属中，分布于热带、亚热带的属有70属，占总属数的61.9%，共含有195种，仅占西藏总种数的38.1%，而且其中37属仅各有1种。一些热带的大属，如三叉蕨属（Tectaria），全世界约有240种，实蕨属（Bolbitis）全世界约有80种，桫椤属（Cyathea)全世界约有80种，在西藏均各有1—2种。金星蕨科是泛热带的大科，约有27属600余种，西藏仅有12属、23种，其中除紫柄蕨属（Pseudophegopteris）有6种外，其它各属仅1—2种，这充分说明，西藏东南部已是热带北部的边缘了。西藏蕨类植物中有35属，主要分布于温带，占总属数的33.2%，但共含有275种，占总种数的58%，在西藏区系中占有显著的地位，这也说明西藏蕨类植物的地理成分是以温带为主，或更确切的说，东喜马拉雅是热带蕨类和温带蕨类的交汇点。

严格的说，西藏本身没有特有属，但喜马拉雅及其邻近地区（主要是云南西北部、四川西部及缅甸北部）有16个特有蕨属（1个不见于西藏），这就颇为有力地证明，西藏的蕨类植物区系，如同有花植物一样，与上述地区有着共同的起源。

四、喜马拉雅的隆升同西藏蕨类植物区系的关系

喜马拉雅的升起，完全阻挡了印度洋的西南季风的北进，无疑地给西藏蕨类植物区系以深刻的影响。原先大量地存在于低海拔地区、被中生喜暖的被子植物所覆盖的蕨类植物，被迫向南退缩，一直退缩到喜马拉雅山的南坡。这已被西藏高原现仍存在的孑遗种和化石资料所证明。如始新世藏北伦坡拉一带低平处还发育着常绿阔叶林，林下有树蕨等热带性很强的属种，早渐新世有水龙骨科、凤尾蕨科（Pteridaceae）及铁线蕨科（Adiantaceae）等植物的分布*，而目前只有耐寒耐干的冷蕨属（Cystopteris）、铁角蕨属（Espleninm）的1—2种植物而已。

喜马拉雅及昆嵛山的抬升也切断了喜马拉雅地区与亚洲中部蕨类植物区系的联系。如喜马拉雅与新疆天山共有的种类，现知只有欧洲铁角蕨(Asplenium ruta-mararia)、绿色铁角蕨（A. viride）、叉裂铁角蕨（A. septentrionale）、珠蕨属的稀叶珠蕨(Cryptograma stelleri)、旱蕨属的旱蕨(Pellaea straminea)，及皱孢冷蕨(Cystopteris dickieana）等8或9种。这些都是北温带广布的种，对生境的适应幅度较为广泛，因此在高原抬升之后，仍可在喜马拉雅北侧保存至今。

喜马拉雅横亘南亚大陆，东接华东南、日本和马来半岛，西起阿富汗、巴基斯坦、伊朗（即广义的古地中海区的一部分），为植物的东西迁移创造了有利条件，成为从西亚和欧洲到东亚的通道。有些植物从克什米尔、印度西北部的西姆拉沿喜马拉雅南侧向东经缅甸、云南景东无量山到达我国台湾、日本、菲律宾，或者相反。更有趣的是还有一些植物以地理替代种的形式，出现于这条东西线上，现举例如下：

地中海区	喜马拉雅区	中国东部和日本
Pteris cretica	P. laeta	P. nervosa
Woodwardia radicans	W. himalaica	P. unigemmata
Aleuritopteris farinosa	A. platychlamys	A. formosana
	A. pseudofarinosa	
Hypodematium crenatum	H. eriocarpum	H. glandulosopilosum

这些替代种的亲缘非常相近，在古老的文献中都是当作地中海区的种类来处理的。

喜马拉雅的隆升更为重要的是创造了一系列的新环境（小生境），这对于植物新的类群的分化和隔离，对于祖先型二倍体的聚合和杂交而产生异源多倍体有很大的影响，从而大大地增加了区系组成的复杂性。

喜马拉雅特别是东喜马拉雅，蕨类属级，尤其是种级的特有性是高度发育的。大约有200个特有种，大部分产于喜马拉雅的温带，这就表明在这一特定海拔高度种的分化特别活跃。本文的第一作者在最近的一篇论文中[2]曾指出："喜马拉雅较亚洲东南部有更多的水龙骨科的属，是世界水龙骨科的一个分布中心（另一个中心在新热带）"。我们

* 王开发等：根据孢粉组合推论西藏伦坡拉盆地第三纪地层时代及其古地理，地质科学 4：366—374(1975)

长期研究中国蕨类植物区系的结果也证明了喜马拉雅及中国西南部(四川西部、云南西北部)也是这样一些属，如鳞毛蕨属，耳蕨属及蹄盖蕨属的分布中心，每个属均超过了120种，且在属下演化有较多的亚属、组和系等，现以耳蕨属为例，如前所述，本属广泛分布于北温带，根据羽片分裂度，有无芽胞，鳞片及鳞毛的形状，孢子囊群着生的位置，属下可分成9个组，它们之间的演化关系尚不完全清楚。但高山耳蕨组(Sect Micropolystichum) 显系从重耳蕨组(Sect. Hypopcltis)衍生而来。后者的叶柄基部具黑褐色或棕褐色有光泽的大鳞片，羽片和小羽片基部通常不对称，边缘有芒刺或尖的刺齿，孢子囊群顶生叶脉，而前者具宿存的叶柄基部，形成一大丛厚实的“外套”，保护着幼芽免受冻害，叶柄、叶轴密被各式鳞片及纤维状长柔毛，羽片不裂或浅裂或深裂，彼此以狭翅相连，边缘无刺，孢子囊群背生叶脉。从分布区来起，后者在北温带分布广泛，常生于3000公尺以下的针阔混交林下，而前者间断分布于喜马拉雅、陕西太白山、台湾阿里山，海拔3500公尺以上的暗针叶林下或高山灌丛中。它形态上的许多特征，明显地是对高山干、寒严酷生境长期适应的结果。又如玉龙蕨属（Sorolepidium）来源于耳蕨属，蹄盖蕨科的假冷蕨属(Pseudocystopteris)和高山鳞毛蕨群则分别从蹄盖蕨属和鳞毛蕨属的一些祖先型演化而来的。不久前发表的烟斗蕨属（Emodiopteris，喜马拉雅地区特有），也是原始的热带属——碗蕨属(Dennstaedtia)分化的产物。最近发表的[4]水龙骨科的新属，宽带蕨属（Platygyria）却是另一方面的例证。这个新属在同型孢子的蕨类中是非常特殊的，它的孢子囊具有一个非常宽阔、细胞壁略增厚或不增厚的、周生的直立环带，成熟时不骤然开裂。这个特殊的蕨类植物属，很可能是水龙骨科中一度广布的古老属，早第三纪西藏高原隆起后，其他地区的已经灭绝了，现在只残遗在雅鲁藏布江、拉萨河谷，东到云南德钦的狭长地区。

REFERENCES

〔1〕Ching, R. C., 1978: The Chinese Fern Families and Genera, Systematic Arrangement and Historical Origin. Acta Phytotax. Sin. 16(3): 1—19. (4): 16—37

〔2〕Ching, R. C., 1979: The Himalaya as a Centre of Concentration for the South-Eastern Asiatic Polypodiaceous Ferns. Acta Bot. Yunnanica 1 (1): 23—31

〔3〕Ching R. C. & Wu, S. K., 1980: Platygyria Ching et S. K. Wu, an unique new genus of the Polypodiaceae from China. Acta Bot. Yunnanica 1 (2): 7—74

〔4〕Ching, R. C. & Wu, S. K. K., Flora Xizangensis(Tibetica)(Pteridophyta) in press.

〔5〕Dickason, F. C., 1946: The Ferns of Burma. Ohio Jounn. Sci. 46 (3): 109—141

〔6〕Hara, H., Stearn, W. T. and williams, L. H. J., 1978: An Enumeration of the Flowering Plants of Nepal. 1:1—154

〔7〕Ito, H. Iwatsuki, K. and Tagawa, M., Pteridophyta in Hara, H. (ed 1971; The Flora of Eastern Himalaya, Scond report, Univ. Mus. Univ. Tokyo. Bull. 2:197—221

〔8〕Ito, H., Tagawa, M., Nishida, M, & Iwatsuki, K., Pteridophyta in Hara, H. (ed.), 1966: The Flora of Eastern Himalaya, etc, 1:453—500

〔9〕Iwatsuki, K., Pteridophyta, in Ohashi, H. (ed.), 1975: The Flora of Eastern Himalaya, Third report, Univ. Mus. Univ. Tokyo Bull. 8:166—205

〔10〕Kachroo, P., 1975: Fern Flora of Assam with some phytogeographical notes. India Bot. Soc. 54:13—26

THE FLORISTIC CHARACTERISTICS OF THE XIZANG (TIBET) PTERIDOPHYTE FLORA IN RELATION TO THE UPHEAVAL OF THE HIMALAYAS

Ching Ren-chang　　Wu Su-kung

(Institum Botanicum, Academia Sinica)　　*(Kunmingense Institum Botanicum, Academia Sinica)*

ABSTRACT

1. Tibet boasts of a rich and complex Pteridophyte flora, consisting of 44 families, 113 genera and about 470 species to date. They are concentrated in the south-eastern part and the southern flank of The Himalayas. Their distribution patterns frequently correspond to those of the forests in Tibet, as they are usually found in association with forests and other ligneous plants of various kinds, whose canopy may perhaps serve as an effective protection during the long winter season. However, their horizontal distribution is insignificant as they are nearly confined to a narrow belt including the south-eastern part of Tibet and the southern flank of the Himalayas. The vast areas south of Kangdis mountain and Nichintangul mountain are poor in ferns, only a few small and

drought resistant species occuring sporadically in sheltered rock crevices, which is their favoured habitat, while north of this line it is still poorer in ferns. In other areas on the plateau practically no ferns are in evidence. In contrast, vertical distribution spectrums in the Himalayas are always very evident, for example there are five distinct altitudinal zones on the southern flank, among which the zone at the elevation of 1240—2600 m. is the richest in species of ferns. The marked climatic differences between zones and areas, some warm and humid, and others arid and frigid, are sufficient to account for the great disparity in distribution patterns and most of the differences in the floras in respective zones and areas.

2. Of the 113 fern genera in Tibet 70 (61.7%) are of tropical and sub-tropical nature with most genera usually represented by only 1—2 species, the total number of species being 195 (33.2% of the entire fern flora). There are 34(33.2%) temperate fern genera represented by 275 species and amounting to 58.3% of the total number of species. The above figures indicate that the Pteridophyte flora of Tibet is dominated by temperate species and its south-eastern part is the northernmost limit of the geographical range for tropical ferns. In this respect the Himalayas, especially the East Himalayas may be considered phytogeographically as a meeting point for both tropical and temperate ferns in Asia.

3. Of the total number of species int he Himalayan fern flora there are about 240 endemic species, mostly inhabitating the temperate zone and indicating that speciation is very active at this particular altitudinal zone. Of the mainly Sino-Himalayan fern genera 6 are endemic to the Himalayas and the close neighbourhood (Yunnan and West Szechuan). These are probably advanced types derived from related genera during or since upheaval of the range, of which one recently published *Polypodiaceous* genus *Platygyria* Ching et S. K. Wu, appears to be most unusual in having its sporangia provided with a very broad, complete and vertical annulus of scarcely indurated cell-walls and an indistinct stomium. It probably represents an ancient relict which was once of a more extensive type of the *Polypodiaceae* which may have become extinct with the rise of the plateau, as shown by the fossi l records of ferns (chiefly spores) in the vicinity of the plateau.

4. The raising of the Himalayas, which then completely prevented the South-Western Monsoon from the Indian ocean from advancing farther north, has no doubt had a profund influence upon the fern flora of Tibet. The great majority of the original species that once existed in what was previousiy a wet, warm and low-lying land covered by thermophilous plants were forced to retreat

gradually southward and now occur no further north then the warm humid southen flank of mountains and are thus separated from the fern flora of Central Asia to the north (e. g. the Tian Shan) by the Tibetan Plateau, Kun-lun Shan and the Takla-Makan Desert. This is supported by the presence of relict species in the Tibetan Plateau today. The Himalayas themselves, however, have served as a migration route for ferns (or for plants in general) from West Asia (and Europe) to East Asia or vice versa. In recent times, due to the drying up of the area west of the Himalayas, migration has only involved a few hardy European species penetrating the West Himalayas. What is more important is that the rise of the Himalayas has created a series of new environments (ecological niches) for speciation and isolation of new forms of plants and for the origin of allopolyploides due to the meeting and hybridization of their ancestral diploid progenitors, thus greatly increasing the complexity of its floral composition, In the pteridophyte flora this is especially evident in genera sucu as *Dryopteris*, *Polystichum*, a group within *Athyrium* (*Pseudocyatopteris*) and in the family *Polypodiaceae*, in which particular mention may be made of the genus *Lepisorus*, which is very striking in that it displays a multifarious and almost uninterrupted series of forms found in ecological niches at different altitudes, thereby posing many taxonomical problems as to their proper status.